Pedobiologia 27, 377—393 (1984)

Étude quantitative de la macrofaune du sol dans une forêt tropicale humide du Mexique (Bonampak, Chiapas)

P. Lavelle et B. Kohlmann

Avec 8 figures

(Accepté: 84-06-24)

0. Introduction

La réserve de la Biosphère de Montes Azules a été créée en 1978 pour protéger la zone de forêt tropicale appelée Selva Lacandona en tentant de trouver des alternatives à son utilisation actuelle.

La forêt Lacandona, autrefois peuplée des seuls Indiens Lacandons, quelques milliers d'habitants tout au plus, a vu affluer depuis une dizaine d'années les indigènes de la région et plus récemment des populations d'autres états du Mexique, venues occuper les terres mises à leur disposition dans la zone Marquès de Comillas (fig. 1). Le mode d'exploitation le plus usité est le système de culture itinérante «roza-tumba-quema» ou culture sur brûlis de maïs et de haricots. Une telle pratique engendre la destruction de larges surfaces de forêt dans la mesure où le feu n'étant pas toujours contrôlé détruit souvent des surfaces bien supérieures à ce qui est nécessaire pour les cultures. Au bout de 2 à 3 ans le sol s'épuise et il devient alors nécessaire de «nettoyer» d'autres parcelles de forêt.

Des brûlis sans but ni contrôle ont par ailleurs amené la déforestation d'immenses surfaces du Mexique tropical et leur transformation à brève échéance en pâturages, stade ultime de la dégradation du milieu.

Face au rythme alarmant de disparition de ce type de forêt en Amérique Centrale, la création de la réserve de la biosphère «Montes Azules» constitute une tentative pour conserver ce riche patrimoine génétique et un effort en vue de trouver des alternatives à l'utilisation de ce type de milieu partout menacé par les pratiques actuelles (Reyes-Castillo 1981).

Pour atteindre ce but, il est d'abord nécessaire d'inventorier les richesses naturelles de ce milieu et d'en explorer les processus écologiques de base.

Le présent travail est une première contribution à la connaissance du système sol de cette forêt par la mesure de divers paramètres généraux (caractères physiques et chimiques du sol, données macro- et microclimatiques), la caractérisation de la végétation et des divers compartiments organiques (litière, racines et réserves humiques) et l'analyse quantitative de la macrofaune du sol.

Le peuplement en animaux du sol des forêts tropicales est encore mal connu. Certains groupes, tels les Microarthropodes et les Termites ont été proportionnellement bien étudiés (voir par exemple Maldague 1961; Beck 1973; Lasebikan 1974, 1975; Chiba *et al.* 1975; Betsch *et al.* 1980, 1981, 1983; Wood *et al.* 1982; Lavelle *et al* 1981; Adis & Schubart 1983).

A l'inverse, les Myriapodes, les Fourmis et les Coléoptères qui sont souvent abondants n'ont été que rarement dénombrés (Beck 1973; Collins 1980; Lavelle *et al.* 1981). Enfin, l'abondance des Vers de Terre, parfois étudiés par des méthodes inadéquates a été probablement sous estimée (Madge 1969; Beck 1973; Anderson & Swift 1983); des études conduites avec des méthodes plus adaptées donnent en effet une image différente de leur rôle (Nemeth 1982; Lavelle *et al.* 1981; Fragoso, en prép.).

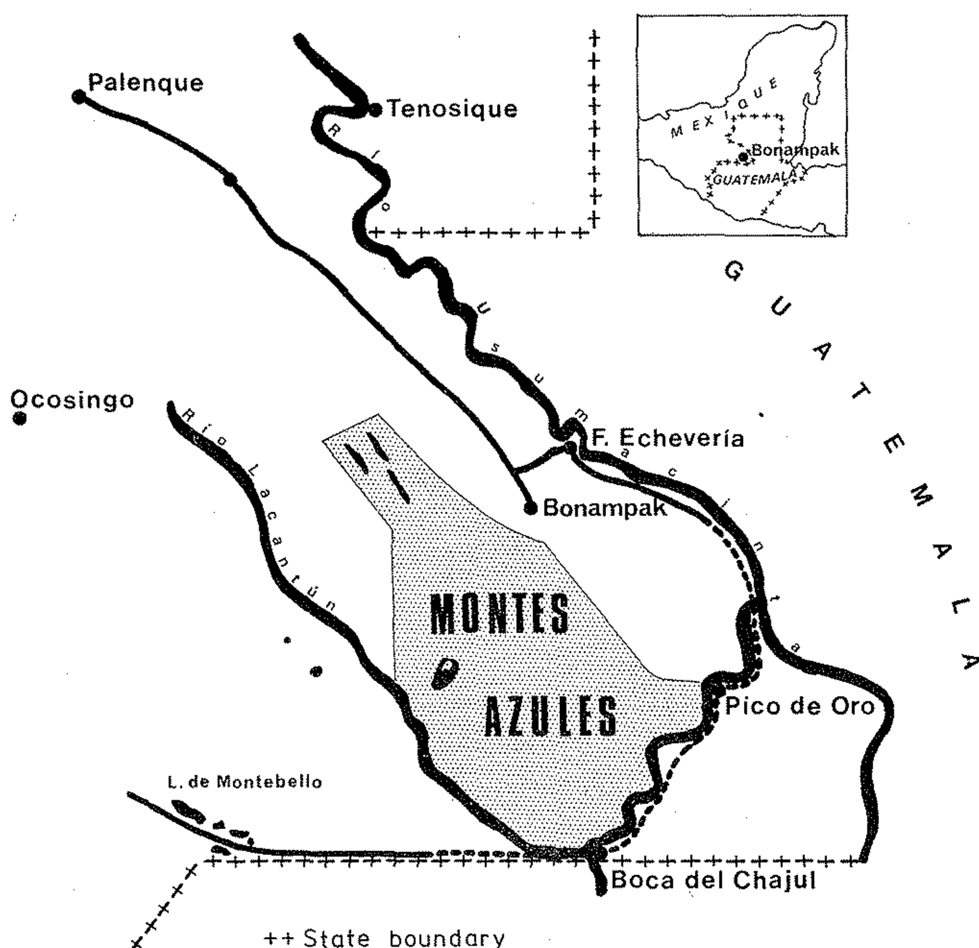


Fig. 1. Localisation de la station d'étude.

Cette étude constitue donc, en premier lieu, une contribution à la connaissance du peuplement en Macroinvertébrés des sols de la forêt tropicale humide. Les méthodes d'échantillonnage et de tri utilisées, sont simples et déjà éprouvées, notamment dans les conditions de la forêt tropicale humide du Mexique (LAVELLE *et al.* 1981). Le peuplement a été caractérisé par son abondance (densité et biomasse), sa composition et sa structure trophique et spatiale. Cette dernière comporte une composante verticale, la distribution des individus entre la litière et les diverses strates de sol ou les sols suspendus des Broméliacées; il existe aussi une composante horizontale, la distribution des animaux entre les divers microhabitats: sol «libre» entre les arbres, pieds des arbres, troncs et bois morts.

La composition de ces peuplements et l'examen de leur distribution verticale permettent de tester l'hypothèse d'une augmentation relative de l'importance des géophages aux dépends des consommateurs de litière dans les sols tropicaux qui traduit un mode de fonctionnement bien différent (LAVELLE 1983).

L'examen de la distribution horizontale donne une première idée de la variabilité du peuplement entre les microhabitats (diversité β au sens de WHITTAKER 1980) et des facteurs du milieu qui la déterminent. Il apporte également des éléments qui aident à la résolution du difficile problème de l'échantillonnage en milieu forestier.

1. L'environment

Localisation: Bonampak se situe par 16°7′ de latitude N et 92°2′ de longitude W, à 200 m d'altitude, dans le bassin alluvial des Rios Lacantun et Usumacinta. Ce site fameux de ruines Mayas est localisé à une cinquantaine de Km à vol d'oiseau de la frontière du Guatemala dans une région très peu peuplée. Le sous sol est fait de calcaires du Crétacé et d'alluvions quaternaires et ceci a conduit à la formation de types de sols assez variés: rendzines, nitosols eutriques et litosols (classificaition FAO, Atlas de Mexico, 1980).

La Végétation: La forêt de la région de Bonampak est du type «selva mediana perenifolia» (forêt sempervirente de hauteur moyenne), avec par endroits des palmeraies de bas-fond et des zônes à fougères dépourvues d'arbres appellées pétatilleras dout l'origine n'est pas expliquée.

Les arbres atteignent 20 à 30 m de haut et la strate arbustive bien qu-assez dense permet de circuler relativement facilement. Les espèces d'arbres dominantes sont *Dialium guianense* (Aubl.), *Bursera alicastrum* (Sw) et *Guatteria anomala* (Fries) [Miranda 1961; Reyes-Castillo 1981].

Dans la parcelle étudiée existe un sous bois moyennement dense lié à l'exploitation ancienne des essences précieuses. En septembre 1977, au plus fort de la saison des pluies, la quantité de litière au sol était de 132 ± 21.8 g m^{-2} en moyenne sur les 14 relevés de $^1/_2$ m^2 effectués (Tableau 1). Cette valeur est proche du minimum (100 g m^{-2}) observé dans diverses forêts tropicales de la Côte d'Ivoire du Brésil ou de la Guyane (Bernhard-Reversat 1970, 1972; Fittkau & Klinge 1973; Devineau 1976 et Puig 1979). Il s'agit d'une litière assez peu structurée, la couche F étant peu développée te a couche H inexistante.

Tableau 1. Litière, bois mort et racines (triées manuellement) en g masse sec. m^{-2} dans les 10 relevés de $^1/_2$ m^2

	Litière	Bois mort	Radicelles	Grosses racines	Total Racines
(g m^{-2})	131,6	108,4	135,6	256	**397,6**
SE	21,8	40,6	50,0	242	**292,0**

Le bois mort récolté sur les carrés de ramassage représente 108 g ± 40,6 g m^{-2} en masse sec Cette valeur n'inclue cependant que les brindilles et branches d'un diamètre moyen inférieur à 4 cm

La biomasse racinaire mesurée entre 0 et 30 cm atteint 394 ± 292 g m^{-2} en masse sec, dont 238 g de grosses racines (diamètre supérieure à 1 cm). Cette valeur est bien inférieure aux 4,9 kg m^{-2} mesurés dans la forêt du Banco en Côte d'Ivoire (Bonzon & Picard, 1969) aux 25,5 kg m^{-2} en masse frais mesurés par Klinge (1973) dans la forêt amazonienne à San Carlos de Rio Negro et à diverses valeurs du même ordre de grandeur citées par Rodin & Bazilevic (1968). La méthode utilisée, un tri manuel relativement grossier, a probablement conduit à sous-estimer cette biomasse et on n'utilisera ces données que pour comparer les divers relevés entre eux.

Climat: Le climat est de type tropical humide à deux saisons (climat Hm, Si st modifié de Köppen): une saison des pluies de Mai à Novembre alterne avec une saison plus sèche, de Décembre à Avril (Fig. 2). La pluviosité annuelle moyenne sur 10 ans est de 2609 mm (Atlas de Mexico). En 1977 quand fut réalisée cette étude, la pluviosité était normale et le mois de Septembre durant lequel eurent lieu les prélèvements reçut 375 mm de pluie les 25 premièrs jours.

La température moyenne annuelle fut de 24 °C en 1976, avec une moyenne des minima égale à 19.4 °C et la moyenne des maxima, à 28.5 °C. Avril fut le mois plus chaud (27,9 °C), Février le plus frais (21,8 °C). Le cycle des températures marque lui aussi, deux saisons bien distinctes: une saison chaude qui correspond en gros à la saison des pluies, de Mars à Octobre, une saison fraîche, de Novembre à Février.

Les températures relevées à l'intérieur même de la forêt sont cependant bien différentes de celles mesurées sous abri, mais au milieu d'une large clairière, comme c'est la norme. Du 1ier au 13 Septembre 1977, la moyenne des minima relevés dans ces conditions fut de 20,2 °C celle des maxima, de 34,5 °C. En forêt, à un mètre au dessus du sol, les valeurs correspondantes sont respectivement de 22,4 et 26,0 °C.

L'humidité relative à cette période de l'année est constamment élevée, ne descendant qu'en de rares occasions en dessous de 90%.

Le sol: Les sols de la région de Bonampak, et de la plus grande partie de la forêt Lacandona, se sont formés sur une roche mère calcaire. Dans la station étudiée, le sol profond est une rendzine évoluée. La litière est épaisse d'environ 2 cm et la transition vers la couche F, très mince, et H, pratiquement inexistante, est très rapide (Fig. 3).

De 0 à 5 cm s'étend un horizon A_0 très foncé et riche en radicelles. De 5 à 30 cm, le sol est de couleur brun foncé et la structure est grumeleuse (A_1).

De 30 à 50 cm se présente un horizon A2 lessivé de couleur plus claire auquel fait suite un horizon B de couleur jaune entre 50 et 130 cm.

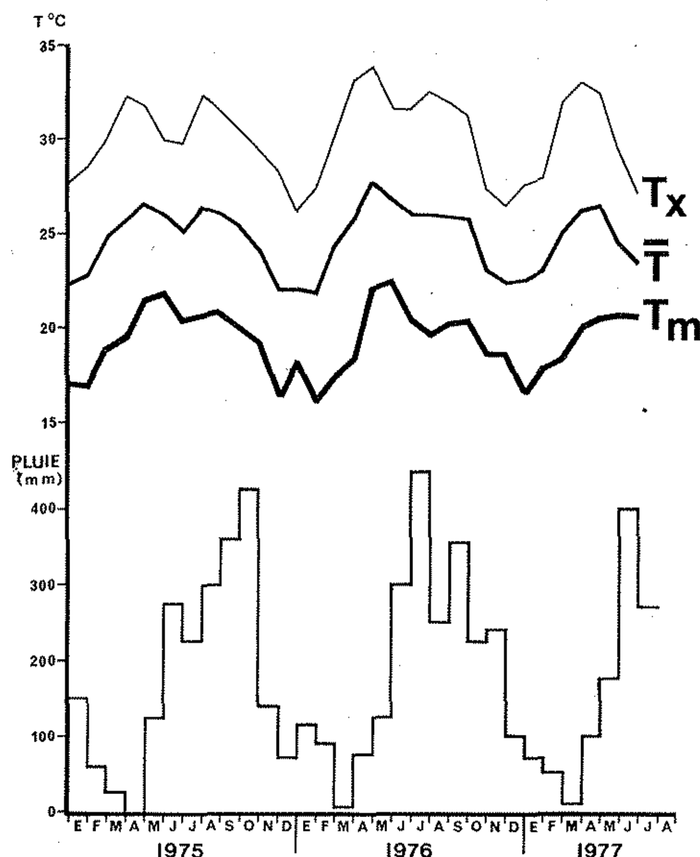


Fig. 2. Pluies et températures enregistrées à Bonampak en 1975, 1976 & 1977.

La texture est fine, argilosableuse à la surface (0—2 cm), argileuse sur tout le reste du profil (Tableau 2). Ce sol dont la capacité au champ s'élève en moyenne à 35 % dans les dix premiers centimètres et 40 % vers la profondeur, retient bien l'eau. Le point de flétrissement permanent de 19 % en moyenne dans les 10 premiers centimètres s'élève jusqu' à 24 % en profondeur. Le domaine de l'eau utile varie ainsi de 16,7 en moyenne dans la strate 0—10 cm à un peu plus de 18 % en profondeur.

L'ensemble de ces valeurs montre une bonne aptitude à retenir l'eau et laisse penser que la dynamique hydrique de ces sols doit être assez favorable. Durant la période d'étude, l'humidité du sol s'est maintenue entre 40 et 50 %, bien au dessus de la capacité au champ.

Le *p*H proche de la neutralité s'explique par une forte teneur en bases: de 35 à 49 m eq. de cations échangeables sur tout le profil et un taux de saturation supérieur à 100 % à partir de 5 cm de profondeur. Ce sol se caractérise ainsi par sa relative richesse en certains éléments (Ca, K, Mg), mais une carence en phosphore (9 à 12 ppm suivant les strates).

La teneur en matière organique est de 2 % en moyenne dans les 50 premiers centimètres, puis décroît brusquement en profondeur. Elle montre toutefois des variations assez importantes, de 0,82 à 2,48 % dans la strate 0—10 cm des 10 relevés effectués.

La teneur en azote voisine de 0,1 % varie suivant l'endroit de 0,04 à 0,12 %. Elle se situe dans la moyenne des données citées par Herrera *et al.* (1978).

Le stock humique a été estimé à 184 t ha^{-1}, valeur qui se situe dans la moyenne de celles citées par Schlesinger (1977) pour des forêts tropicales (177 t ha^{-1} avec des valeurs variant de 6.3 à 349 t ha^{-1}).

Au total, le sol étudié présente de nombreuses qualités, tant structurales, grâce à une teneur importante en argile, mais aussi à la présence de sable qui empêche le sol d'être trop compact, que chimiques, par l'abondance de certains éléments minéraux importants. Comme c'est souvent le cas en régime tropical, les éléments les plus susceptibles de provoquer des carences sont le phosphore et l'azote et probablement le carbone sous des formes facilement assimilables par les microorganismes. Malgré

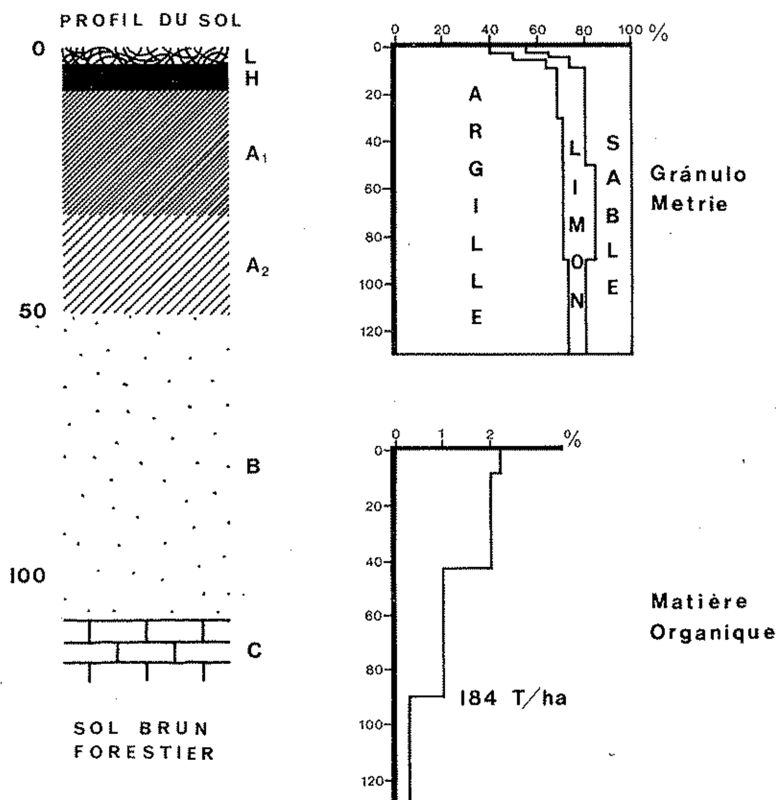


Fig. 3. Profil, granulométrie et réserves humiques du sol à Bonampak. Erratum: ARGILE au lieu de ARGILLE

Tableau 2. Principaux caractères du sol à différentes profondeurs

	0—2	2—5	5—10	10—30	30—50	50—90	90—130
*p*H	6,3	6,5	6,6	6,3	6,3	6,3	6,7
matière organique %	*2,5*	*2,2*	*2,1*	*1,9*	*0,6*	*0,3*	*0,1*
Azote %	*0,12*	*0,11*	*0,10*	*0,10*	*0,03*	*0,01*	*0,01*
Nutriments assimilables							
P ppm	11	11	9	12	10	9	10
K	240	195	210	245	230	260	240
Ca	1170	1510	1680	1170	1340	1340	2010
Mg	390	480	490	580	580	280	670
CEC m.eq.	35	49	49	49	48	47	46
taux de saturation %	*45*	*110*	*115*	*117*	*118*	*117*	*118*
Densité apparente	*1,22*	*1,25*	*1,25*	*1,26*	*1,26*	*1,26*	*1,26*
Capacité au champ %	*17,0*	*38,0*	*39,0*	*40,0*	*40,0*	*40,0*	*40,0*
Point de flétrissement %	*14,7*	*20,6*	*21,0*	*21,7*	*21,7*	*21,7*	*21,8*
Eau utile %	*12,3*	*17,4*	*18,0*	*18,3*	*18,3*	*18,3*	*18,2*
Couleur (humide)	10 YR 3/1	10 YR 2/2	10 YR 3/2	10 YR 3/2	10 YR 4/2	10 YR 5/3	10 YR 5/3

Tableau 3. Résultats du tri manuel (10 échantillons de $^1/_2$ m²) et du lavage-tamisage (5 échantillons de 400 cm²) densités et biomasses moyennes par m² et intervalles de confiance des moyennes des principaux groupes

	Tri Manuel						Lavage-Tamisage		Efficacité Densités
	d	% du total	2SE	bm (mg)	% du total	2SE	d	% du total	TM/LT %
Oligochaeta	80,0	8,9	14	10680	56,8	524	288	4,5	28
Isopoda	10,4	1,2	6,9	19	0,1	12	6	0,1	58
Iulidae	9,8	1,1	5,3	242	1,3	126	15	0,2	65
Spirobolidae	39,2	4,4	10,3	618	1,8	347	73	1,1	54
Polydesmidae	19,8	2,3	13,3	804	5,4	102	199	3,1	10
Total Diplopoda	68.8	7,8	25,2	8,5		287	287	4,5	24
Scolopendridae	1,2	0,1	0,9	0,2					
Geophilomorpha	48,0	5,4	19,2	332	1,8	156			
Total Chilopoda	49,2	5,5		380	2,0		238	3,7	21
Diplura	39,6	4,4	14,3	93	0,5	41	124	1,9	32
Thysanura	19,2	2,2	9,6	69	0,4	57	428	6,7	4
Blattoidea	8,8	1,0	5,7	577	3,0	745	25	0,4	35
Isoptera	3,2	0,4		6	0,03		897	14,0	0,4
Gryllidae	1,8	0,2		800	4,2		11	0,2	16
Cicadidae (l)	2,8	0,3		378	2,0		6	0,1	47
Heteroptera	3,2	0,4		47	0,2		11	0,2	29
Staphylinidae	15,2	1,7		57	0,3		46	0,7	33
Coleoptera divers	18,2	2,1		85	0,4		134	2,1	14
Total Coleoptera ad.	33.4	3,8	14,2	142	0,7		180	2,8	19
Coleoptera (l)	24,0	2,7	9,0	1647	8,7	1079	242	3,8	10
Total Coleoptera	57,4	6,5		1789	9,4		422	6,6	14
Formicidae	467	52,5	34,5	605	3,5	663	3224	50,3	14
Lepidoptera (l)	3,4	0,4		900	4,7	948	15	0,2	23
Diptera (l)	10,6	1,2		96	0,5		64	1,0	17
Araneae	45	5,1	20,6	535	2,8	383	73	1,1	62
Arachnida divers	14,8	1,7		177	0,9		65	1,0	23
Total Arachnida	57	6,5		683	3,6		138	2,1	41
Gastropoda	2,6	0,3		70	0,4		46	0,7	0,6
Divers							179	2,8	
Total	**888**		**230**	**18900**		**5760**	**6409**		13,9

l = larve, d = densité, bm = biomasse.

ces quelques éléments défavorables, ce sol apparait fertile en comparaison à d'autres sols tropicaux d'Amérique (Lopes et Cox 1977; Alvim 1978; Herrera *et al.* 1978; Sanchez *et al.* 1982).

2. Méthodes d'études de la macrofaune du sol

Trois méthodes différentes ont été utilisées, deux quantitatives, le tri manuel et le lavage-tamisage et une semiquantitative, le piégeage.

Tri manuel et flottation: La macrofaune du sol regroupe par définition tous les animaux d'une taille supérieure à 2 mm. Ce sont essentiellement les Vers de terre, les Myriapodes, Diplopodes et Chilopodes, les Coléoptères, les Fourmis, les Termites, les Arachnides et les Blattes (Bachelier 1963).

Ces animaux se distinguent à l'oeil nu mais il est bien connu que le tri manuel n'est jamais complet, au dessous d'une certaine taille limite qui varie avec la mobilité et la couleur de l'animal, la texture du sol, la taille de l'échantillon et aussi l'acuité visuelle et l'ardeur au travail des opérateurs (voir par exemple Lavelle 1978; Lavelle, Maury & Serrano 1981). Pour corriger ou compléter les données du tri manuel, on utilise el lavage-tamisage méthode exhaustive, mais qu'on ne peut appliquer que sur des petites surfaces car elle est beaucoup plus lente: la quantité de terre triée en une heure par une personne qui était de 15 l environ par tri manuel direct dans les conditions de cette étude n'était que de 1,3 l par le lavage-tamisage. Cette dernière méthode n'est donc pas utilisable à elle seule, surtout pour évaluer la densité et la biomasse des animaux de grande taille qui nécessitent des surfaces assez grandes pour être représentatives et pour lesquels l'effet de bordure lié à la petite taille des échantillons peut fausser les résultats.

Ces méthodes bien que laborieuses ont été préférées au Berlèse ou aux gros extracteurs, inutilisables dans les régions dépourvues d'alimentation électrique régulière et qui ne fonctionnent vraiment que pour les Arthropodes de la litière.

Le tri manuel a été appliqué sur des surfaces de $^1/_2$ m^2 et sur 30 cm de profondeur, le lavage-tamisage sur des cubes de 20 cm d'arête. On trouvera le détail de la procédure dans Lavelle (1978) et Lavelle *et al.* (1981).

Dans la présente étude, l'efficacité moyenne du tri manuel par rapport au lavage fut de 13,9 % avec des variations importantes de cet indice suivant les groupes, de 0,4 % (Termites) à 65 % (Iulidae), qui reflètent l'effet de la taille et de la mobilité mais aussi dans certains cas le mode de distribution agrégatif des divers groupes (Tableau 3).

Piégeages: La mise en œuvre des méthodes d'échantillonnage précédentes est possible en forêt à une certaine distance des arbres. Plus près de ceux-ci, il devient difficile de creuser à cause de la densité des grosses racines et de la proximité du tronc ou des contreforts qui l'élargissent à sa base On en arrive ainsi à n'échantillonner que le sol «libre», c'est à dire à l'écart des troncs et des arbres morts. Ceux-ci doivent faire l'objet d'un échantillonnage à part (tri du bois mort ou échantillonnage du pied des troncs et des sols suspendus). Le piégeage, en utilisant de simples pots enfoncés dans le sol, permet de comparer, au moins qualitativement, la macrofaune mobile de la litière dans tous les microbiotopes qui composent le sous-bois.

La méthode utilisée consiste à enterrer tous les 50 cm, en ligne, dix boîtes de plastique de 10 cm de diamètre et 15 cm de haut, de façon à ce que l'ouverture affleure la surface du sol. Un peu d'eau additionnée de détergent est versée dans chacune des boîtes. Toutes les 24 heures, le contenu des boîtes est récupéré et les animaux triés.

Les résultats sont différents de ceux obtenus par le tri manuel de la litière car la méthode favorise la capture des animaux les plus mobiles. L'indice de similarité calculé sur les densités relatives (en %) des 25 unités taxonomiques les mieux représentées a cependant une valeur de 0,68 assez élevée. Parmi les groupes mieux échantillonnés dans les pièges on trouve les Coléoptères (48,7 contre 10,3 %); les Grillons (8,5 contre 0,5 %) et les Blattes (3,1 contre 2,2 %). Les groupes moins bien échantillonnés sont les Fourmis (20,9 contre 50,8 %), les Arachnides (8,4 contre 14,4 %) et les Diplopodes (1,4 contre 8,5 %).

3. Résultats

Dans une parcelle de forêt d'un demi hectare, 10 échantillons de 0,5 $m^2 \times 30$ cm ont été triés manuellement et 5 échantillons de 20 cm × 20 cm × 20 cm triés par lavage-tamisage.

Trois lignes de 10 pièges chacune furent installées dans trois biotopes différents: la litière «libre» entre les arbres (20 jours au total), au pied des arbres (8 jours) et le long d'un tronc mort à moitié décomposé (17 jours).

Pour compléter cette information, les sols suspendus de 9 pieds de Broméliacées épiphytes furent récoltés et triés à la main.

La macrofaune du sol entre les arbres. Analyse quantitative du peuplement: La densité des populations de la macrofaune mesurée par le tri manuel direct s'élève à 888 individus par m^2; par le lavage-tamisage on obtient une valeur de 6409 ind. m^{-2}. La biomasse calculée sur les résultats du tri manuel s'élève à 18.9 g m^{-2} en poids frais. Les intervalles de

Tableau 4. Résultats du piégeage de la macrofaune mobile de la litière

Nombre de jours de piégeage	Litière entre des arbres		Pieds d'arbres		d'un tronc mort	
	d	%	d	%	d	%
	20		8		17	
Oligochaeta	0	—	0	—	3	0,9
Isopoda	5	0,5	1	—	2	0,6
Iulidae	5	0,5	1	0,2	2	0,6
Spirobolidae	0	—	1	0,2	1	0,3
Polydeslidae	8	0,9	3	0,5	1	0,3
Total Diplopoda	13	1,4	5	0,9	4	1,1
Diplura	2	0,2	0	—	0	—
Thysanura	4	0,4	1	0,2	0	—
Blattoidea	28	3,1	7	1,3	10	2,9
Isoptera	14	1,5	171	32,3	23	6,6
Gryllidae	78	8,5	20	3,8	36	10,3
Cicadidae	0	—	0	—	4	—
Heteroptera	16	1,8	7	1,3	14	4,0
Staphylinidae	171	18,7	56	10,6	111	31,8
Anthicidae	169	18,5	5	0,9	0	—
Scarabaeidae	36	3,9	10	1,9	10	2,9
Coleoptera divers	49	5,4	31	5,8	14	4,0
Total Coleoptera adult	425	46,5	102	19,2	135	38,7
Coleoptera (l)	20	2,2	11	2,1	21	6,0
Total Coleoptera	445	48,7	113	21.3	156	44,7
Formicidae	191	20,9	168	31,7	47	13,5
Lepidoptera	3	0,3	3	0,6	7	2,0
Diptera (e)	6	0,7	13	2,5	9	2,6
Aranaeidae	77	8,4	17	3,2	18	5,2
Opilionidae	10	1,1	3	0,6	14	4,0
Gastropoda	4	0,4	2	0,4	3	0,9
Divers	33		19		24	
Capture moyenne par jour	45,7		66,3		20,5	

d = nombre total d'individus piégés)

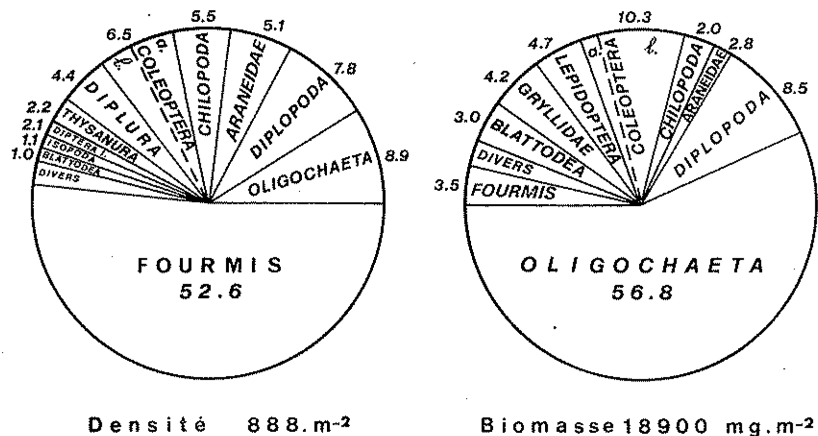


Fig. 4. Composition du peuplement de Macroinvertébrés du sol échantillonné par tri manuel direct.

confiance de la densité moyenne des principaux groupes sont relativement étroits pour les résultats du tri manuel. Il n'en va pas de même pour le lavage-tamisage pour lequel le nombre d'échantillons est trop faible. La différence observée entre les densités est cependant significative, ce qui montre, s'il en était besoin, que les chiffres obtenus sont très dépendants des méthodes employées. Les erreurs sur la biomasse sont en général moindres.

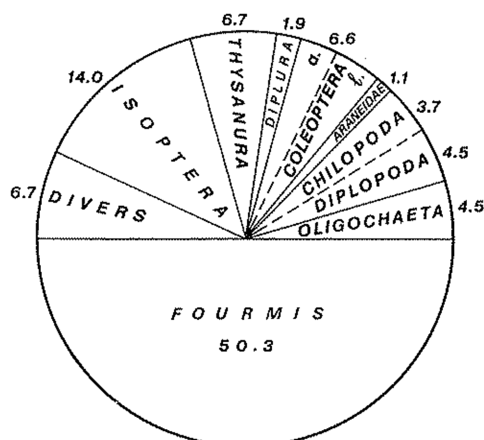


Fig. 5. Composition du peuplement échantillonné par lavage-tamisage (densités)

Les Fourmis constituent le groupe le plus abondant: elles représentent 52,6 % des individus triés manuellement devant les Oligochètes (8,9 %), les Diplopodes (7,8 %), les Coléoptères (6,5 %), les Chilopodes (5,5 %), les Araignées et les Diploures.

En biomasse, ce sont les Vers de terre qui dominent largement (56,8 %), devant les Coléoptères (10,3 %) et les Diplopodes (8,5 %), alors que les Fourmis ne représentent plus que 3,5 % du total.

Si l'on sépare ce peuplement en grandes catégories trophiques, on constate que 56,8 % de la biomasse est constituée de géophages, les Vers de terre, 4,4 % de rhizophages (larves de Coléoptères), 9,6 % de carnivores (Chilopodes, Arachnides, Coléoptères et Fourmis essentiellement) et 28,2 % de détritivores consommateurs de litière (Diplopodes, Isopodes, une partie des Fourmis, des Coléoptères et des Vers de terre).

L'activité globale de la faune du sol parait ainsi en grande partie orientée vers la dégradation de la matière humique du sol et, dans une moindre mesure, vers celle de la litière. Les rhizophages, comme c'est fréquent, sont faiblement représentés, et les carnivores sont relativement abondants, surtout si l'on considére que l'essentiel de leurs proies potentielles est constitué par les détritivores de la litière.

Distribution en profondeur: La distribution observée corrobore en grande partie le résultat précédent: 28,8 % des individus ont été capturés dans la litière et le reste dans le sol. La strate la plus peuplée est celle de 0 à 10 cm (47,5 %), mais 21 % des individus se trouvent encore entre 10 et 20 cm (Tableau 5 et Fig. 6).

Les groupes les plus inféodés à la litière sont les Hémiptères (76,5 %) les Araignées (73,5 %), les larves de Lepidoptères (73,3), les Grillons (66,6 %) et les Blattes (60,9 %). Parmi les groupes les plus franchement terricoles se trouvent les Diploures (96,6 %), les Oligochètes (93,5 %), les Thysanoures (91,7 %) et les Chilopodes (84,1 %). Les larves de Coléoptères ont une distribution assez équilibrée entre les strates et ce sont elles qui peuplent le plus abondamment la strate de 20—30 cm (9,2 %).

Au total, ce peuplement occupe de façon relativement homogène la litière et le sol jusqu'a — 20 cm avec toutefois une distribution moyenne légèrement plus superficielle que dans les reliques forestières étudiées à Laguna Verde (Lavelle *et al.* 1981).

Comparaison des divers microhabitats échantillonnés par piégeage: Les résultats du piégeage montrent d'importantes différences entre les trois sous-milieux échantillonnés (Fig. 7). Le plus grand nombre de captures a été obtenu au pied des arbres (66,3 individus par jour et par ligne de pièges) devant la litière «libre» entre les arbres (45,7 ind.) et les abords d'un tronc mort (20,5 ind.). Cette abondance remarquable au pied des arbres est essentiellement due à la concentration des termites qui représentent 32,3 % des individus

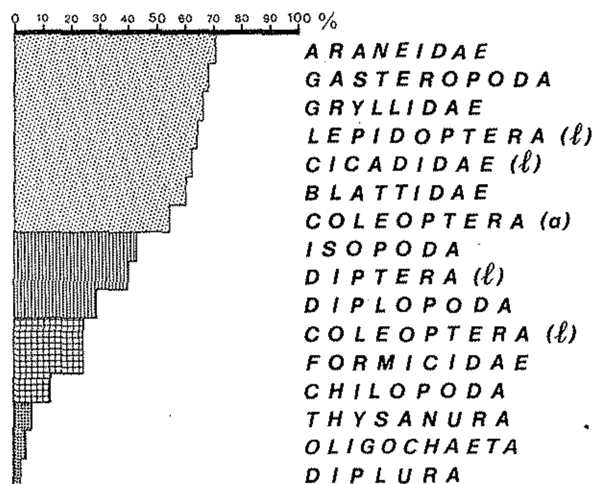


Fig. 6. Proportion des individus des divers groupes récoltés dans la litière.

Tableau 5. Proportion des individus des diverses unités taxonomiques récoltés dans la litière (L) et les diverses strates de sol

	L	0—10 cm	10—20 cm	20—30 cm
Hemiptera	76,5	17,6	5,9	—
Araneae	73,5	20,5	3,7	2,3
Lepidoptera (l)	73,3	6,7	20,0	—
Gryllidae (l)	64,3	7,1	21,3	7,2
Cicadidae	60,9	32,6	6,5	—
Coleoptèra	58,9	27,6	9,2	4,3
Staphylinidae	53,8	33,3	26,3	—
Isopoda	52,2	25,0	15,9	6,8
Diptera (l)	46,9	26,5	22,4	4,1
Polydesmidae	40,4	39,4	20,2	—
Iulidae	30,6	55,1	8,2	6,1
Spirobolidae	29,5	58,4	10,4	1,7
Coléoptera (l)	28,3	46,7	15,8	9,2
Formicidae	27,3	47,1	25,4	2,2
Chilopoda	15,9	56,1	23,4	4,6
Thysanura	8,3	69,8	16,7	5,2
Oligochaeta	6,5	64,7	24,4	4,3
Diplura	3,4	71,4	19,4	5,8
Moyenne	28,8	47,5	21,0	2,8

récoltés contre 6,6 % au pied des troncs morts et 1,5 % dans la litière «libre». Les Fourmis sont également en plus grand nombre dans ce milieu: 31,7 %. contre 20,9 % dans la litièrt et 13,5 % au pied des troncs morts.

Les Coléoptères sont en revanche prédominants dans la litière «libre» (48,7 % contre respectivement 44,7 et 20,3 % au pied des troncs morts et des arbres), ainsi que les Araignées (9,5 % contre 9,2 et 3,8 %). Les Gryllidae, autre groupe bien échantillonné par cette méthode représentent 10,3 % des captures au pied des troncs morts, 8,5 % dans la litière et 3,8 % au pied des arbres.

La faune des sols suspendus des Broméliacées: Le Tableau 6 rend compte des résultats de la séparation manuelle effectuée sur la litière et le terreau contenus dans les feuilles vivantes et mortes de 9 pieds de Broméliacées.

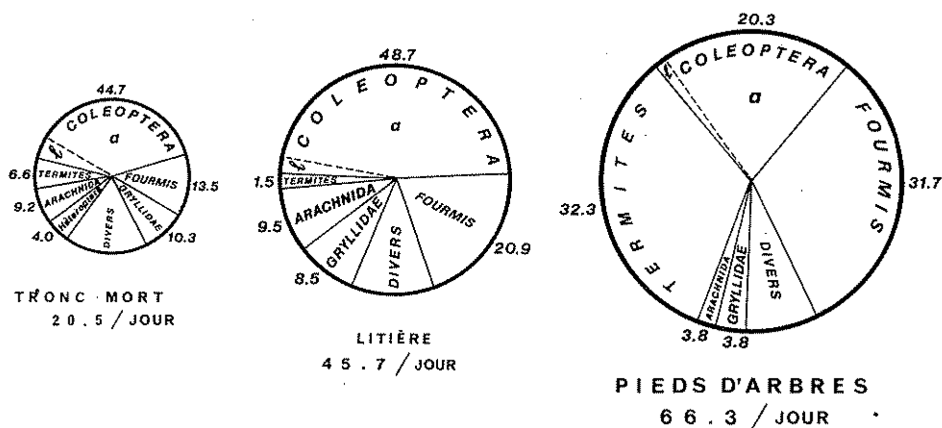


Fig. 7. Composition du peuplement échantillonné par piégeage dans la litière en trois situation différentes.

Tableau 6. Densité et biomasse en pourcentage du peuplement échantillonné dans les sols suspendus des Broméliacées

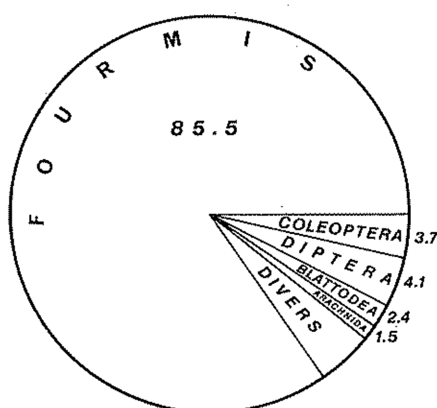
	Densité	Biomasse
Oligochaeta	0,2	4,2
Chilopoda	0,1	0,1
Zygoptera	0,3	0,8
Blattoidea	2,4	2,4
Heteroptera	0,6	0,25
Staphylinidae	0,4	0,04
Coléoptera divers	0,5	1,8
Total Coléoptera	0,9	1,84
Scarabaeidae (l)	0,2	16,3
Elateridae (l)	0,9	2,1
Staphylinidae (l)	0,4	0,03
Lampyridae (l)	0,6	0,8
Coléoptera (l) divers	0,8	0,4
Total Coleoptera (l)	2,9	19,7
Formicidae	85,5	34,9
Lepidoptera (l)	1,0	17,7
Eristalidae (l)	2,4	9,5
Brachycera (l) divers	1,8	5,8
Total Diptera (l)	4,1	15,1
Araneae	0,5	1,2
Arachnida divers	1,4	0,7
Gastropoda	0,02	0,8

l = larves

Dans les pieds vivants contenant au total 812 g de litière, on a récolté 4.828 individus pesant 78,04 g. Cela représente une moyenne de 5,9 individus pesant 96 mg par g de litière sèche, valeurs bien supérieures à celles mesurées dans la litière au sol (0,4 individus/g pesant 22,9 mg; Fig. 8).

Cette concentration relative de la faune est essentiellement due à l'abondance des Fourmis (85,5 % de la densité et 34,9 % de la biomasse contre respectivement 50,8 et 3,5 % dans la litière). Cette communauté se distingue par ailleurs de celle de la litière au sol par l'abondance des larves de Diptères (4,1 % des individus contre 1,8 % dans la litière). Ce groupe est en outre représenté par une grande variété de familles dont les plus remarquables sont les Eristalidae (9,5 % de la biomasse), qui trouvent dans le mélange de matière organique putride

B R O M E L I A C E A E



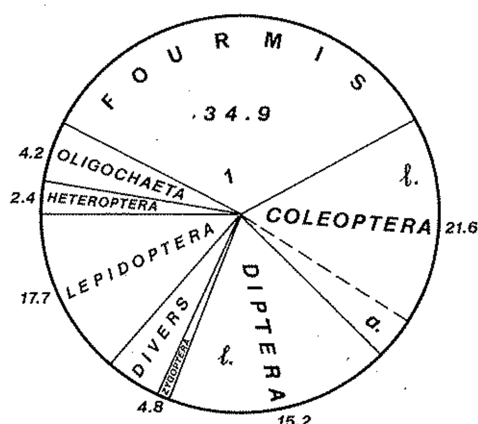


Fig. 8. Structure du peuplement de macroinvertébrés des sols suspendus de neuf pieds de Broméliacées. S. Erratum: Biomasse 78040mg au lien de 48040mg

Tableau 7. Principales corrélations entre les groupes d'animaux échantillonnés et les caractères du sol et de la litière

Groupes	Caractéres *p*H	Argile	Litière	Radicelles	Bois mort	Matière organique
Oligochètes d	—0,66		0,32			0,40
bm		0,45	0,45			0,32
Iulidae d		0,34	—0,40		—0,34	
Spirobolidae d					0,52	
1. Melolonthinae d				—0,60		
bm				—0,32		
1. Lepidoptères bm			—0,88			
Nitidulidae d			0,34			
Diptères bm			0,58			
Isopodes d			0,34			

d = densité, bm = biomasse, 1. = larve, significatif au seuil de 10 % (~~~~) 15 % (——), 20 % (-----)

et d'eau qui remplit la partie profonde de l'espace interfoliaire un milieu très favorable à leur activité. Ce même milieu est peuplé d'une véritable faune aquatique où l'on trouve à côté des Diptères Ceratopogonidae et Chironomidae, des larves de Zygoptères (0,8 % de la biomasse). Parmi les autres composants de cette faune originale, notons des Vers de terre épigés spécialisés dans la vie arboricole *(Dichogaster sporadonephra)*, des Opilionidae de grande taille très caractéristiques et une abondante faune de Lépidoptères dont les larves représentent 17,7 % de la biomasse.

Facteurs de détermination du peuplement animal dans les zones de litière libre: Des corrélations ont été recherchées entre les caractères les plus variables du milieu, teneur en argile du sol, biomasse de la litière et des racines, et la densité et la biomasse des divers groupes

d'animaux afin de déterminer l'influence de ces variables sur la micro-distribution des populations sur le terrain (Tableau 7).

Le faible nombre des relevés ne permet pas d'obtenir de corrélations hautement significatives. Parmi les plus importantes on note des relations inverses entre la quantité de litière et la biomasse des larves de Lépidoptères entre le *p*H et la densité des Vers de terre et entre les larves de Melolonthidae et la biomasse des radicelles. A un niveau un peu moins significatif on trouve une relation positive entre la litière et la biomasse des larves de Diptères, le bois mort et la biomasse des Spirobolidae et entre la densité des Oligochètes et la teneur en argile du sol et la quantité de litière au sol.

4. Discussion

Dans la région de Bonampak, la forêt tropicale sempervirente repose sur des sols d'origine calcaire, riches en nutriments et de structure favorable. L'étude du peuplement de Macroinvertébrés du sol confirme l'importance du choix des méthodes dans l'estimation des densités; la taille des échantillons (représentativité, effet de bordure), la méthode d'extraction (lavage, tri direct ou piégeage), le nombre et l'emplacement des relevés, sont autant d'éléments à définir clairement pour apprécier les résultats. Il existe rarement une méthode entièrement satisfaisante et fréquemment, l'emploi simultané du tri manuel direct de grands échantillons (peu efficace mais représentatif) et du lavage-tamisage de petits échantillons (très efficace mais peu représentatif et avec un effet de bordure élevé) permet une bonne appréciation des densités et biomasses réelles (LAVELLE 1978; LAVELLE, MAURY & SERRANO 1981). La densité des Macroinvertébrés du sol est élevée (888 ind. m^{-2} par le tri manuel direct et 6409 ind. m^{-2} par le lavage-tamisage). La biomasse est de 18,9 g ind. m^{-2} en masse frais (tri manuel direct).

La densité est supérieure à celle des deux reliques de forêt tropicale étudiées par des méthodes identiques dans la région de Laguna Verde (Veracruz, Mexique): respectivement 359 et 456 individus par m^2 par le tri manuel direct et 2722 et 2411 par le lavage-tamisage (LAVELLE, MAURY & SERRANO 1981). La biomasse est légèrement inférieure à celle mesurée dans les deux forêts étudiées à Laguna Verde (respectivement 21,8 et 26,5 g masse f · m^{-2} en données brutes de tri manual direct). Cette valeur est aussi du même ordre que celles observées dans d'autres forêts tropicales (BECK 1971; COLLINS 1980; NEMETH 1982).

La faune du sol «libre» est dominée en nombres par les Fourmis (52,5 %), les Myriapodes (13,3 %), les Vers de terre (8,9 %), les Coléoptères (6,5 %) et les Arachnides (6,5). Les Termites sont très peu abondants (0,4 %). En biomasse, les Vers de terre dominent largement (56,8 %) avec un poids total de 10,7 g masse f · m^{-2} qui rapproche ce peuplement de ceux étudiés dans la forêt amazonienne (8,7 à 16,6 g m^{-2}, NEMETH 1981), les reliques forestières tropicals de l'état de Veracruz au Mexique (9,8 g m^{-2}, LAVELLE *et al.* 1981) ou des forêts du Nigeria (10.2 gm $^{-2}$, MADGE 1969). Cette valeur est supérieure à celle mesurée dans les forêts galeries de la région de Lamto en Côte d'Ivoire (3,4 g m^{-2}, LAVELLE 1978) ou celles de Sarawak (0,4 à 1 g m^{-2}, COLLINS 1980) mais très inférieure à celles mesurées à 150 km plus au Sud, dans la même forêt par FRAGOSO (de 18,5 à 44,2 g). Il s'agit globalement de valeurs faibles au regard des biomasses existant dans les sols de forêts tempérées (37 à 68 g m^{-2} d'après EDWARDS & LOFTY 1972) et des savanes tropicales humides (30 à 50 g masse · f · m^{-2} LAVELLE 1983). Ces Vers de terre constituent des peuplements assez diversifiés mais où dominent néanmoins les populations géophages (97,4% dans le cas présent). Le reste du peuplement est très varié. Les Myriapodes (10,5 %), les Coléoptères (9,4 %), les Lépidoptères (4,7 %), les Fourmis (3,5 %) et les Arachnides (3,6 %) composent un peuplement en majorité concentré dans la litière, de détritivores et carnivores. Les abondances absolues et relatives de ces divers groupes sont à rapprocher de celles observées dans d'autres milieux comparables (Tableau 8). Outre les différences ponctuelles, on insistera encore sur le rôle extrêmement effacé des Termites dans les milieux tropicaux de cette partie du monde: 0,03 % de la biomasse dans la présente station et 3,2 % dans les stations étudiées dans l'état de Veracruz.

Tableau 8. Composition du peuplement en Macroinvertébrés de diverses forêts tropicales humides

	Nigeria[1])		Laguna verde Mexique (moyenne)[2])			Bonampak (Mexique)			Sarawak (Gunung Mulu)[3])		
	n	bm	n	bm	% bm	n	bm	% bm	n	bm	% bm
Vers de terre	34	10,2	132	9,8	*29,2*	7,9	10,7	*56,8*	31	0,68	*15,2*
Myriapoda	1255	0,83	417	13,3	*39,6*	118	2,0	*10,5*	63	0,30	6,7
Arachnida	?	?	129	1,4	*4,2*	45	0,5	*2,8*	29	0,10	*2,2*
Coléoptère (1)	260	3,17	122	2,4	*7,1*	58	2,0	*10,3*	21	0,76	*17,0*
Diptera (b)	1540	2,72	79	0,6	*1,8*	19	ε		8	0,03	*0,7*
Termites	30	0,15	500	1,1	*3,2*	10	ε		928	1,96	*43,8*
Fourmis	?	?	1400	1,6	*4,8*	467	0,7	*3,5*	497	0,29	*6,5*
Autres	120	0,07	232	3,4	*10,1*				96	0,36	*8,0*
Total	3119	16,4	16,4	3011	33,6	888	18,9		1673	4,48	

(n = ind. m^{-2}, bm = g masse f. m^{-2}).
[1]) Madge 1969; [2]) Lavelle *et al.* 1981; [3]) Collins 1980.

La structure du peuplement en grandes catégories écologiques fait apparaître une nette dominance des endogés géophages (55,3 %) et l'importance du couple détritivores de la litière (28,4 %) prédateurs (9,8 %). Les anéciques qui consomment de la litière, mais vivent en dehors d'elle (dans des galeries ou dans des nids), sont très faiblement représentés (1,0 %) du fait de l'absence totale de Vers de terre appartenant à cette catégorie et de la faible biomasse des termites. Cette rareté des anéciques déjà observée dans les reliques forestières de Laguna Verde paraît être un caractère propre à la zone biogéographique où se situent ces deux stations. Dans la forêt amazonienne, les Termites paraissent plus abondants et les Vers de terre comptent des anéciques vrais dans leurs peuplements (21 à 66 % à San Carlos de Rio Negro, Nemeth 1981). A Sarawak, les Termites très abondants sont le plus souvent géophages et la structure trophique des peuplements de Vers de terre n'est pas précisée. Dans les forêts tropicales humides africaines, l'abondance et la diversité des groupes de Termites, et la présence de quelques espèces de Vers de terre anéciques laisse penser que les anéciques sont plus abondants que dans les forêts mexicaines (Wood 1982).

Les rhizophages, essentiellement des larves de Coléoptères Scarabeidae représentent 5,4 % de la biomasse, valeur voisine de celle mesurée dans la forêt de Lagune Verde. Dans la forêt de Gunung Mulu une part non précisée des larves de Coléoptères (17 % de la biomasse) est rhizophage.

Le peuplement étudié est donc caractérisé par la forte dominance des endogés, l'importance de la faune des espèces de la litière et le rôle très effacé des anéciques et des endogés rhizophages. Ces caractères très nets dans ce peuplement, se retrouvent plus ou moins dans les autres forêts tropicales étudiées. De tels peuplements diffèrent ainsi radicalement des peuplements de régions tempérées où les endogés géophages sont rares et dans lesquels dominent les consommateurs de litière, épigés et surtout anéciques suivant les conditions (voir par exemple Persson & Lohm 1977; Lavelle 1983).

La distribution en profondeur du peuplement confirme l'importance du groupe des endogés géophages: 28 % seulement des animaux récoltés se trouvaient dans la litière, le reste étant dans le sol jusqu'à des profondeurs relativement importantes. Un tel résultat est comparable à celui de 20 % obtenu dans les forêts de Laguna Verde. Un trait particulièrement intéressant de ce peuplement est l'extraordinaire concentration de la faune détritivore dans les sols suspendus des Broméliacées: rapportée a la masse de la litière présente, les individus y sont 15 fois plus nombreux et la biomasse 4 fois plus importante. Cette faune se distingue de celle de la litière au sol par l'importance plus grande des Fourmis et des larves de Diptères et la diminution relative des Myriapodes, des Termites et des Grillons. Diverses études réalisées dans d'autres régions du Mexique montrent cependant une assez grande variabilité de la faune de ces sols suspendus (Beutelspacher 1972; Murillo *et al.* sous presse).

En l'absence de données quantitatives sur la densité des Broméliacées et la quantité de litière qu'elles interceptent, il n'est pourtant pas possible de dire si ce système de décomposition très particulier, mi-litière, mi-mare joue un rôle significatif en regard de l'écosystème tout entier. Il apparait simplement que leur densité qui est parfois très grande (plusieurs pieds par arbre) dans certains endroits et très faible dans d'autres.

Les peuplements varient dans une large mesure au gré de l'hétérogénéité horizontale du milieu. La faune mobile est 45 % plus abondante au pied des arbres que dans la litière entre les arbres. C'est aux abords des troncs que les captures ont été les plus faibles: 45 % des valeurs mesurées dans la litière et 31 % de celles mesurées aux pieds des arbres. Ces variations paraissent essentiellement dues à la concentration relative des Fourmis et des Termites au pied des arbres et à leur plus faible affinité pour les troncs morts. Ces variations témoignent d'une grande diversité des peuplements dans les différents microhabitats. Les données manquent cependant pour comparer cette diversité β avec celle d'autre milieux, qu'ils soient analogues ou différents.

La variabilité du peuplement observée à l'échelle de la station parait essentiellement due aux variations du poids de litière et de bois mort présent sur le sol, et, dans une moindre mesure, à la teneur en argile, au pH et à la biomasse racinaire. On ne retrouve pas ici l'effet très fort de la texture du sol observé dans les peuplements de la région de Laguna Verde où les sols souvent battants ont des dynamiques hydriques difficiles (Lavelle *et al.* 1981).

En revanche, l'effet de la végétation par l'intermédiaire de la litière et des racines est important dans tous ces milieux tropicaux mexicains et il s'agit probablement d'un phénomène général (Lavelle 1983).

4. Résumé · Resumen

Le peuplement en Macroinvertébrés du sol et de la litière de la forêt tropicale Lacandona (Chiapas, Mexique) a été étudié par trois méthodes différentes: le tri manuel direct sur des surfaces de $^1/_2$ m² et 30 cm de profondeur, le lavage-tamisage sur de petits blocs de 20 cm × 20 cm × 20 cm et le piégeage.

La densité moyenne des populations est de 888 ± 230 individus m^{-2} par le tri manuel direct et de 6409 ind. m^{-2} par le lavage. La biomasse estimée par la première méthode est de 18,9 g masse f/m2. Les groupes les mieux représentés sont les Fourmis (52,6 %), les Vers de terre (8,9 %), les Diplopodes (8,5 %), les Coléoptères (6,5 %) et les Arachnides (5,1 %). En biomasse, les groupes dominants sont les Vers de terre (56,8 %), les larves de Coléoptères (8,7 %), les Diplopodes (8,5 %), les larves de Lépidoptères (4,7 %) et les Fourmis (3,5 %).

Ce peuplement se caractérise par une grande hétérogénéité horizontale avec une concentration relative au pied des arbres. Dans le sens vertical, la distribution est également très diversifiée: les strates du sol sont largement colonisées par une faune endogée et seulement 28,4 % des animaux ont été récoltés dans la litière. Les sols suspendus des Broméliacées abritent, par ailleurs, une faune très diverse dont la densité par unité de poids de litière est 15 fois supérieure à celle de la litière au sol.

Ce type de distribution traduit à la fois la diversité spécifique remarquable de ces peuplement (diversités α et β) et leur diversité fonctionelle qui leur permet de coloniser, en plus de la litière, les sols suspendus et les diverses strates du sol dont ils peuvent utiliser les réserves organiques.

Las comunidades de macroinvertebrados del suelo y de la hojarasca de una selva tropical mexicana (Selva Lacandona, Chiapas) han sido muestreadas por separacion directa de muestras de $^1/_2$ m² × 30 cm, lavado-tamisado de bloques de 20 cm × 20 cm × 20 cm y con trampas.

La densidad global de las poblaciones obtenida por la separación manual es de 888 ± 230 ind. m^{-2}. El método de lavado da un promedio de 6400 ind. m^{-2}. La biomasa estimada por el método directo es de 18,9 ± 5,8 g · m · f ·/m2. Los grupos mas abundantes son las Hormigas (52,6 %), las Lombrices de tierra (8,9 %), los Diplópodos (7,6 %), los Coleoptera (6,5 %) y los Aracnidos (5,1 %). En biomasa dominan las lombrices de tierra (56,8 %), los Coleoptera (8,7 %), los Diplopodos (8,5 %), las larvas de Lepidoptera (4,7 %) y las Hormigas (3,5 %).

Esta comunidad se caracteriza por una fuerte heterogeneidad horizontal en relación con las variaciones de la vegetación y del suelo. En el sentido vertical, la distribución esta muy diversificada: solamente el 28,4 % de los individuos se han encontrado en la hojarasca los demás en los diferentes estratos del subsuelo. Por otra parte, los suelos suspendidos de las Bromeliaceae presentan una fauna muy diversa cuya densidad por unidad de peso de hojarasca es 15 veces superior que en la hojarasca en el suelo.

Este tipo de distribucion puede ser relacionado con la diversidad especifica (α y β) de esta comunidad y tambien con su diversidad funcional que permite la colonizacion de los suelos suspendidos y de los estratos del suelo asi como la utilizacion de sus reservas organicas.

5. Bibliographie

ADIS, J., & H. SCHUBART, 1983. The macroarthropods of the Brasilian Amazon forest. Ecology Futures Workshop, Louvain-la-Neuve, 1983. INTECOL/NATO.

ALVIM, P. DE T., 1978. Perspectivas de producción agricola en la región Amazonica. Interciencia **3**, 4, 243, 251.

ANDERSON, J. M., & M. J. SWIFT, 1983. Decomposition in tropical forests. In: S. L. SUTTON *et al.* (eds.), The tropical rainforest. Oxford, 287—309.

ATHIAS, F., 1974. Les conditions microclimatiques dans le Sol. In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). V. Les Organismes endogés. Bull. Liais. Cher. Lamto, n° spécial 1974, p. 5—27.

BACHELIER, G., 1963. La vie animale dans les sols. ORSTROM, Paris, 279 pp.

BECK, L., 1971. Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes. Amazoniana III, I, 69—132.

BERNHARD, F., 1970. Étude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte d'Ivoire. Oecologia plantarum **5**, 247—266.

BERNHARD-REVERSAT) F. 1972. Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de basse Côte d'Ivoire. Oecologia Plantarum **7**, 279—300.

BETSCH, J. M., G. KILBERTUS, J. PROTH, M. C. BETSCH-PINOT, M. M. COÛTEAUX, G. VANNIER & B. VERDIER, 1980. Effets à court terme de la déforestation à grande échelle de la forêt dense humide en Guyane française sur la microfaune et la microflore du sol. In: D. DINDAL (ed.), Soil Biology as related to land use practices. EPA, Washington, 472—490.

— M. C. BETSCH-PINOT & Y. MIKHALEVITCH, 1981. Evolution des peuplements de microarthropodes du sol en fonction des traitements subis par une forêt dense humide en Guyane française. Acta. Oecol., Oecol.gener. **2**, 3, 245—263.

— & M. C. BETSCH-PINOT, 1983. Recolonisation d'une coupe papetière par les Microarthropodes du sol, en particulier les collemboles, en forêt dense humide subéquatoriale (Guyane française) In: PH. LEBRUN *et al.* (éds.), New Trends in Soil Biology: Louvain-la-Neuve, 519—534.

BEUTELSPACHER, C., 1972a. Fauna de *Tillandsia caput-medusae* E. MORREN, (Bromeliacae). An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. México **1**, 25—30.

— 1972b. Some observations of the Lepidoptera of Bromeliads. J. of Lepidopterists' Society **26**, 3, 133—137.

BONZON, B., & D. PICARD, 1969. Matériel et méthodes pour l'étude de la croissance et du développement en pleine terre des systèmes racinaires. Cahiers ORSTROM, sér. Biol. **9**, 3—18.

COLLINS, N. M., 1979. A comparison of the soil macrofauna of three lowland forest types in Sarawak. Sarawak Mus. J. **XXVII**, 48, 267—282.

— 1980. The distribution of soil macrofauna on the west ridge of Guning Mulu. Sarawak Oecologia **44**, 263—275.

DETENAL-SPP, 1980. Atlas de Mexico. 150 p.

DEVINEAU, J. L., 1976. Données préliminaires sur la litière et la chute des feuilles dans quelques formations forestières semidécidues de moyenne Côte d'Ivoire. Oecol. Plant. **11** (4), 375—395.

EDWARDS, C. A., & J. R. LOFTY, 1972. Biology of earthworms. London, 283pp.

FITTKAU, J., & H. KLINGE, 1973. On biomass and trophic structure of the Central amazonian rain forest ecosystem. Biotropica **5** (1), 2—14.

HERRERA, R., C. F. JORDAN, H. KLINGE & E. MEDINA, 1978. Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. Interciencia, **3**, 4, 223—232.

LASEBIKAN, B. A., 1974. Preliminary communication on microarthropods from tropical rain forest in Nigeria. Pedobiologia **14**, 402—411.

— 1975. The effect of clearing on the soil arthropods of a Nigerian rain forest. In: J. VANĚK (ed.), Progress in Soil Zoology. Prague, 533—544.

LAVELLE, P., 1978. Les Vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème Thèse Doctorat, PARIS VI, Publ. Labo. Zool. E.N.S., 12, 301 p.

— M. E. MAURY & V. SERRANO, 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo en la region de Laguna Verda, Vera Cruz. Epoca de lluvias. Inst. Ecol. Publ. **6**, 75—105.

— 1983. The soil fauna of tropical savannas. II. The Earthworms. In: F. BOURLIÈRE (Ed.), Tropical Savannas. Elsevier. 485—504.

— 1983. The structure of Earthworm communities. In: J. E. SATCHELL (ed.), Earthworm Ecology: from DARWIN to Vermiculture. London, 449—466.

LOPES, A. S., & F. R. COX, 1977. A survey of the fertility status of surface soils under «Cerrado» Vegetation in Brazil. Soil Sci. Soc. of America Journal **41**, 4, 742—747.

MADGE, D. S., 1969. Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. Pedobiologia **9**, 188—214.

MALDAGUE, M. E., 1961. Relations entre le couvert végétal et la midrofaune. Leur importance dans la conservation biologique des sols tropicaux. Publ. INEAC, Ser. scient., n°90, 122 p.

MIRANDA, F., 1961. Tres estudios botanicos en la Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. Bol. Soc. Bot. Mex. **26**, 133—176.

Nemeth, A., 1981. Estudio ecologico de las lombrices de tierra (Oligochaeta) en ecosistemas de bosque humedo tropical en San Carlos de Rio Negro, Territorio Federal Amazonas. Thèse, Universidad Central de Venezuela, 92 p.

Persson, T., & U. Lohm, 1977. Energetical significance of the Annelids and Arthropods in a Swedish Grassland Soil. Ecological Bulletins, **23**, 1—211.

Reyes-Castillo, P., 1981. Selva Lacandona, Chiapas: estudios en Ecologia animal. Inst. Ecol. Publ. **6**, 7—9.

Rodin, L. E., & N. I. Basilevic, 1968. World distribution of plant biomass. In: F. E. Eckhardt (ed.), Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. UNESCO, Paris, 45—52.

Sanchez, P. A., M. P. Gichuru & L. B. Katz, 1982. Organic matter in major soils of the tropical and temperate regions. Proc. 11th Int. Congress of soil Science. New Dehli 99—114.

Schlesinger, W. H., 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. Annu. Rev. Ecol. Syst. 8, 51—58.

Whittaker, J., 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecol. Monogr. **30**, 279—338.

Wood, T. G., R. A. Johnson, S. Bacchus, M. Oshittu & J. M. Anderson, 1982. Abundance and distribution of termites (Isoptera) in a riparian forest in the Southern Guinea savanna vegetation zone of Nigeria. Biotropica **14** (1), 25—39.

Adresse des auteurs: P. Lavelle, Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, F - 75230 Paris CEDEX 05, et B. Kohlmann, Instituto de Ecologia, Mexico (Mexique).

Synopsis *Original scientific paper*

Lavelle, P., & B. Kohlmann, 1984. Étude quantitative de la macrofaune du sol dans une forêt tropicale humide du Mexique (Bonampak, Chiapas) [Quantitative study of the soil macrofauna of a humid tropical forest in Mexico (Bonampak, Chiapas)]. Pedobiologia **27**, 377—393.

Soil and litter macroinvertebrate communities of a Mexican tropical forest (Selva Lacandona, Chiapas) have been studied by direct hand-sorting of $^1/_2$ m^2 × 30 cm samples, «washing-sieving» of 20 cm × 20 cm × 20 cm blocks and pitfall trapping.

The overall mean population density is 888 ± 230 ind. m^{-2} as estimated by hand sorting and 6400 by the washing method. Biomass estimated by the first method is 18.9 ± 5,8 g f · mass m^{-2}. The most abundant animals are the Ants (52,6%), Earthworms (8.9%), Diplopods (7.6%), Coleoptera (6.5%) and Arachnids (5.1%). Biomass is dominated by Earthworms (56.8%), Coleoptera (8.7%) and Diplopods (8.5%).

This community may be characterized by a great horizontal heterogeneity related to vegetation and soil variations. Vertical distribution is very diverse as the subsoil strata are largely colonized by endogeic animals and hanging soils of the epiphytes have a very abundant litter fauna. As a consequence, only 28.4% of the invertebrates are found in the litter at the soil surface.

Such distribution patterns may be related with the great specific diversity (α and β) of this community and also to its functional diversity which enables the colonization of the hanging soils and deep strata of the soil and the utilization of their organic resources.

Key-words: Soil Invertebrate Community, Tropical Forest, Spatial and Trophic Structure.